

Fluctuaties in de dichtheid van insectenpopulaties en hunne oorzaken

door

Dr. H. J. DE FLUITER ¹⁾

(Besoekisch Proefstation, Djember, O. Java.)

De taak van den „toegepasten entomoloog” is o.m. het opsporen van de oorzaken, die tot gevolg hebben, dat bepaalde, in aanplantingen van economisch belangrijke gewassen voorkomende, insecten dermate kunen optreden, dat aan deze gewassen schade wordt aangericht. Daar de grootte der aangerichte schade o.h.a. nauw verband houdt met de talrijkheid, waarin de genoemde schadelijke insecten optreden, is het onderzoek naar de oorzaken van het schadelijke optreden in den grond van de zaak een onderzoek naar de fluctuaties, die zich in de populatiedichtheid van die insectensoorten kunnen voordoen, tengevolge waarvan het geheele vraagstuk een „bevolkingsprobleem” is geworden. Het spreekt wel vanzelf, dat dit probleem niet alleen onderzocht kan of dient te worden met behulp van uit economisch oogpunt belangrijke insecten, alhoewel aan deze insecten vaak voor het onderzoek de voorkeur gegeven wordt, en wel om de volgende redenen :

- 1e) het zijn insecten, waarvan de fluctuaties in bevolkingsdichtheid dermate groot zijn, dat zij „gevoeld” worden ; en juist deze groote verschillen in bevolkingsdichtheid vergemakkelijken het onderzoek naar de oorzaken der fluctuaties (een kleine oorzaak kan inderdaad hier reeds een groot gevolg hebben).
- 2e) derg. insecten zijn, juist omdat zij in de cultures voorkomen, meestal algemeen, d.w.z. voor het onderzoek in voldoende aantal te verkrijgen, terwijl hun voorkomen zich o.h.a. over een groot gebied uitstrekt, hetgeen tot gevolg heeft, dat de invloed van bepaalde factoren, die op de insectenpopulatie inwerken ook te velde reeds onder zeer verschillende omstandigheden nagegaan kan worden, hetgeen van zeer groote waarde is voor het in te stellen onderzoek.
- 3e) daar het onderzoek een uit economisch oogpunt belang-

¹⁾ Voordracht, gehouden op 23 Juli 1938 voor de „Biologische Sectie A, van het 8ste Nederlandsch-Indisch Natuurwetenschappelijk Congres” te Soerabaia.

rijk insect betreft, geeft het den onderzoeker niet alleen uit zuiver wetenschappelijk oogpunt, doch ook uit algemeen sociaal oogpunt voldoening en daarmee levensvreugde.

Deze voorkeur voor het werken met economisch belangrijke insectensoorten moet ons echter niet dermate misleiden, dat wij gaan denken, dat slechts deze insectensoorten merkbare en meetbare schommelingen in populatiedichtheid vertoonen. Niets is minder juist dan dit. Ook in de ongerepte natuur vertoonen de populaties der aldaar voorkomende organismen, ondanks het „biologische evenwicht” (= biocoenotisch evenwicht), voortdurend schommelingen, welke echter aldaar o.h.a. veel minder groot zijn, vanwege het feit, dat de veranderingen in het factorencomplex, dat aldaar op deze populaties inwerkt, niet dermate plotseling en ingrijpend¹⁾ zijn als de veranderingen, die zich vaak in onze aanplantingen (monocultures) voordoen.

Wij noemden zooeven het „biologisch evenwicht” (= biocoenotisch evenwicht) en kunnen ons nu afvragen of dit „evenwicht” ook wel degelijk bestaat, dus of er een evenwichtstoestand bereikt wordt, en zoo ja, of deze van blijven-den dan wel van tijdelijken duur is. Als antwoord kunnen wij geven, dat vele onderzoeken uitgewezen hebben, dat weliswaar steeds gestreefd wordt naar het bereiken van een evenwichtstoestand, doch dat deze toestand, indien bereikt, o.h.a. van korten duur is, en spoedig weer gevolgd wordt door een uitslag naar boven of naar beneden. Wel kunnen wij spreken van een gemiddelde evenwichtstoestand op langen termijn.

Wanneer wij spreken van een „evenwicht”, dan moet dit het gevolg zijn van een werking van twee of meerdere krachten op elkander, hetgeen inderdaad ook het geval is. Wanneer wij in een levensgemeenschap de samenstelling der daarin voorkomende elementen kwantitatief en kwalitatief nagaan, dan zien wij, dat deze elementen in den loop der tijd kwantitatieve verschillen te zien geven, in dier voege, dat de populatie-dichtheid der betreffende soorten steeds schommelt; deze schommeling heeft echter o.h.a. plaats om een bepaald gemiddelde, dat, althans in de ongerepte natuur, vrij constant is. De schommelingen zullen echter per soort variëren, terwijl voorts de populatiedichtheid van verschillende soorten onder dezelfde omstandigheden sterk kan verschillen (het eene insect is zeldzaam, het andere algemeen, het derde weer talrijk enz.!).

Schommelingen in de populatiedichtheid van een bepaalde insectensoort zijn het gevolg van verschil in grootte van de

¹⁾ Uitzonderingen, als boschbranden enz., daar gelaten.

resultante van die krachten, die het aantal individuen van de bepaalde soort regelen naar de capaciteit van het milieu, waarin de soort optreedt. Zij worden bepaald door de variatie in, en het verschil tusschen het aantal voortgebrachte nakomelingen en de sterfte onder deze nakomelingen. Hier zien we dus reeds de werking van 2 krachten. Het aantal voortgebrachte nakomelingen wordt bepaald door de vermeerderingspotentie der soort; de sterfte onder de nakomelingen wordt bepaald door den weerstand, die de omgeving aan de vermeerdering der soort biedt.

Theoretisch wordt aangenomen, dat de voortplantingspotentie der soort, die slechts tot volle uiting zou komen, indien het object onder optimale omstandigheden zou optreden (iets wat ook experimenteel zeer moeilijk te bereiken is), constant is. Afhankelijk van den weerstand van het milieu (i.h.b. van de factoren voeding, klimaatomstandigheden en natuurlijke vijanden) is weer de grootte der *relatieve* vermeerderingspotentie, die door ons onder de ter plaatse heerschende omstandigheden kwantitatief bepaald kan worden.

De weerstand van het milieu wordt gevormd door een complex van factoren, waarvan als voornaamste genoemd dienen te worden :

- 1) het voedsel
- 2) het klimaat (i.h.b. temperatuur en vochtigheid)
- 3) de roofvijanden en parasieten
- 4) de ruimtefactor.

Alvorens op een korte bespreking dezer factoren in te gaan, willen wij eerst even op het volgende wijzen.

Wanneer wij in bepaalde ruimten een bepaald aantal insecten brengen, daarbij de invloed van alle uitwendige omstandigheden (temp., vochtigheid en voedsel) zoo constant mogelijk houden en roofvijanden en parasieten weren, dan zien wij, dat uiteindelijk per ruimte een toestand bereikt wordt, waarbij de groei der populatie geen voortgang meer vindt, dus tot rust komt. Dit is het gevolg van het feit, dat op dit moment de toename der bevolking volkomen gecompenseerd wordt door de, onder de nakomelingen, optredende sterfte; aangroei en mortaliteit zijn dus in dit geval gelijk (zie de onderzoeken van Chapman, Holdoway, Pearl, Smith en Voute). Het blijkt verder, dat op dit moment in alle proefruimten per ruimte-eenheid *hetzelfde* aantal individuen aanwezig is.

In de populaties is nu een evenwichtstoestand ontstaan; de populaties zijn *verzadigd*. De groei van de uitgangspopulatie kan graphisch weergegeven worden, in welk geval men dan de wiskundige kromme verkrijgt, die bekend is als logis-

tische kromme of sigmoid. De beperkende factor is in het bovengenoemde geval de dichtheid der populatie zelf; deze oefent invloed uit op mortaliteit, levensduur, afzetten van eieren, aantal afgezette eieren enz., ook al is voedsel steeds in overmaat aanwezig.

Evenzoo zal een populatie in het vrije veld onder de daar heerschende omstandigheden steeds trachten het verzadigingspunt te bereiken. Waar echter het spel der krachten hier steeds wisselt, zal het hier op langen termijn meer neerkomen op een benaderen van een gemiddelden evenwichtstoestand (verzadigingsniveau).

Onderzoekingen (Uvarov) hebben nu aangetoond, dat echter het „gemiddelde verzadigingsniveau” ook wel degelijk veranderd kan worden, en wel *blijvend* of *tijdelijk*.

Een *blijvende verandering*, b.v. bestaande in een blijvende verhooging, wordt o.m. gevonden indien:

- a) in een bepaald gebied voor een bepaalde insectensoort een gunstigere voedselplant wordt ingevoerd, dan wel indien overgegaan wordt tot het aanplanten op groote schaal van een reeds aanwezige geliefde voedselplant.
- b) indien het insect geïmporteerd wordt in een ander gebied zonder zijn oorspronkelijke vijanden en dan in dit nieuwe gebied, bovendien nog gunstige ontwikkelingsvoorwaarden, wat betreft voedsel en klimaat, aantreft.

Tijdelijke verschuivingen in den verzadigingstoestand kunnen zich voordoen, indien een soort b.v. gedurende een onbepaalde periode (een of meerdere jaren) plotseling door het uitblijven van de nadeelige werking van (een) bepaalden factor(en) in groot aantal optreedt. Steeds wordt echter in dit geval een derg. climaxperiode gevolgd door een terugvallen tot den vroegeren toestand (van b.v. zeldzaamheid o.i.d.). Dit verschijnsel staat in de entomologische literatuur bekend onder den naam „gradatie”, welk verschijnsel dus gekarakteriseerd is door een gemiddeld verzadigingsniveau, dat zich nu eens naar omhoog verplaatst en dan weer sterk daalt onder invloed van het wisselende spel van de, de populatiedichtheid regulerende factoren.

Reeds Darwin constateerde, dat er geen positieve correlatie behoeft te bestaan tusschen de voortplantingspotentie en de populatiedichtheid van bepaalde soorten in een bepaald gebied.

Primair aansprakelijk voor dit verschijnsel is het feit dat de omgevingsweerstand per soort de populatiedichtheid bepaalt, terwijl de hooge voortplantingscapaciteit slechts het voortbestaan van de soort verzekert en de soort in staat stelt om van een, zich event. voordoende, gunstige situatie snel voordeel te trekken.

Thans volgde een korte bespreking van de inwerking der reguleerende factoren, die den omgevingsweerstand vormen op den groei van een bepaalde insectenpopulatie.

1) Voedsel.

Bij het onderzoek naar de inwerking van dezen factor moet een onderscheid gemaakt worden tusschen den invloed van :

- a) de *hoedanigheid* van het voedsel,
- b) de *hoeveelheid* van het voedsel.

Zal de laatstgenoemde factor o.h.a. slechts pas haar invloed gaan laten gelden als de populatie zeer sterk in omvang is toegenomen, de eerstgenoemde factor daarentegen zal reeds direct op elk individu der uitgangspopulatie haar invloed uitoefenen. In de literatuur vindt men o.h.a. vermeld, dat de hoeveelheid voedsel slechts zelden als reguleerende factor in aanmerking zal komen. Wij moeten echter niet uit het oog verliezen, dat dit zeker niet generaliseerd mag worden; zoo kan deze factor i.h.b. bij soorten met een sessiele levenswijze (b.v. Cocciden) wel degelijk een niet onbelangrijke rol spelen.

Het is bekend, dat het voedsel de mate van vermeerdering (aantal per ♀ afgezette eieren), de ontwikkelingsduur en de mortaliteit der diverse ontwikkelingsstadia kan beïnvloeden, terwijl naar het schijnt ook het optreden van bepaalde generatietypen er door gestimuleerd kan worden. Voor uitvoeriger gegevens hieromtrent zij verwezen naar het samenvattende artikel, getiteld „Invloed van het voedsel op insecten”, dat van Schr. verscheen in „Verslag van de 16e Vergadering v. Proefstationspersoneel” (blz. 153).

Van groot belang voor het verloop van den groei van de populatie is ook gebleken de invloed die het voedsel kan uitoefenen op de sexeverhouding (bij ongunstige voedselomstandigheden meer ♂♂ dan ♀♀, omdat de ♀♀ het volwassen stadium dan vaak niet meer bereiken!).

2) Klimaat.

Factoren, die primair in zeer sterke mate de uitbreiding van een insectenpopulatie beïnvloeden, zijn :

- a) de temperatuur
- b) de vochtigheid, i.h.b. de rel. luchtvochtigheid.

Door zeer vele onderzoekers is over den invloed van deze factoren gewerkt. Het resultaat dezer onderzoekingen is eensluidend n.l., dat bovengenoemde factoren, in de populatie, hetzij door directe, hetzij door indirecte inwerking, wel de grootste sterfte onder de nakomelingen der ouderdieren veroorzaken.

De temperatuur beïnvloedt in sterke mate den ontwikkelingsduur, het aantal generaties per. jaar en de mortaliteit. Haar invloed is *direct*. De invloed van de vochtigheid is het-

zij *direct*, in dier voege, dat zij de mortaliteit in de diverse ontwikkelingsstadia in zeer sterke mate beïnvloedt, hetzij *indirect* doordat zij b.v. aan parasitaire organismen (b.v. schimmels) de mogelijkheid biedt om zich te ontwikkelen en sterk te vermenigvuldigen. Het zou ons te ver voeren om hier in details op de uitwerking van deze factoren in te gaan. Trouwens dit is ook niet noodig, daar reeds v. d. Vecht in zijn publicatie, getiteld „De invloed van het klimaat op insectenplagen in Nederlandsch Indië” (18) dit punt uitvoering heeft behandeld, weshalve wij dan hier ook gaarne naar deze publicatie willen verwijzen.

3) Roofvijanden en parasieten.

Naast de genoemde *klimaatfactoren*, die met nog enkele andere reguleerende factoren (b.v. intrinsieke zwakte, samenstelling en toestand van voedsel) tot de *physische* of *abiotische* reguleerende factoren worden gerekend en *onafhankelijk* van de dichtheid van de populatie, een vast percentage der populatie dooden, staan de *biotische* factoren b.v. entomophage organismen, infectieuze ziekten — veroorzaakt door parasitaire schimmels, bacteriën of virussen —, voedselhoeveelheid en enkele onder bepaalde omstandigheden van de dichtheid afhankelijk werkende abiotische factoren, b.v. regenval), wier effect *afhankelijk* is van de dichtheid van de populatie.

Over de reguleerende waarde van deze beide factorencomplexen is in verband met het „probleem der insectenplagen” reeds veel geschreven en gediscussieerd. Aanvankelijk, eenigszins verblind door de eclatante successen, die plaatselijk met de biologische bestrijding werden bereikt, en meenende, dat deze successen gegeneraliseerd mochten worden, werd de waarde van de biotische factoren als reguleerende factoren schromelijk overschat. Nadat de stoot gegeven was door Amerikaansche onderzoekers (zie literatuuropgave in (10) en ook Bodenheimer (1) in Europa scherp de aandacht gevestigd had op de waarde der abiotische factoren als reguleerende factoren, hebben nog vele andere onderzoeken de sterke afhankelijkheid van den groei der populaties van het klimaat doen uitkomen. Even scheen het of men in een ander uiterste, het volkomen wegcijferen van de waarde der biotische factoren, zou vervallen, doch door onderzoeken en mathematische berekeningen kon exact aangetoond worden, dat de werking der *abiotische* factoren *alleen* niet in staat was om een sterke vergroting der insectenpopulaties te voorkomen, doch dat slechts een ideale samenwerking van beide complexen van factoren tot gevolg kan hebben, dat dergelijke massavermeerderingen uitblijven.

Is echter de aanleiding tot een massavermeerdering aanwezig, doordat bijv. de weerstand van het abiotische factorencomplex sterk is verminderd, en houdt deze verminderde

weerstand eenigen tijd aan, dan is in vele gevallen gebleken, dat het biotische factorencomplex uiteindelijk de primaire oorzaak is van het ineenstorten van de door den verminderden weerstand in het leven geroepen massavermeerdering.

Uit de resultaten van de onderzoeken van Smirnov en Wladimirow, welke wiskundig door Gause (12) bewerkt werden, zoomede uit de door Flanders (9) verkregen resultaten bleek, dat de waarde van het biotische factorencomplex toenam, naarmate de dichtheid van de populatie toenam, tengevolge waarvan de maximale toename van den parasiet en de daarmee gepaard gaande maximale mortaliteit, door dezen parasiet veroorzaakt, pas bereikt werd bij een bepaalde populatiedichtheid van den gastheer, hetgeen leidt tot de conclusie, dat bepaalde biotische factoren in den omgevingsweerstand in relatieve doeltreffendheid toenemen, naarmate de populatiedichtheid van den gastheer toeneemt. Een logische verklaring hiervoor wordt gevonden in het feit, dat naarmate de populatie grooter wordt, het opzoeken en vinden van de gastheeren voor de parasieten gemakkelijker wordt, waardoor van deze laatste minder energie- en minder tijdverbruik voor het opsporen dezer gastheeren geëischt wordt. Ook de infectiekans voor bacteriën, parasitaire schimmels en andere infectieuze ziekten neemt in sterke mate toe naarmate de populatiedichtheid grooter wordt.

4) *Ruimtefactor.*

De invloed van dezen factor werd op bldz. 3 reeds ten deele besproken (zie onderzoeken van Chapman (4, 5) Voûte (20)).

Alhoewel niet veel gegevens over de inwerking van dezen factor ter beschikking staan, dient hier toch nog vermeld te worden, dat deze factor o.m. één belangrijken invloed blijkt uit te oefenen op de vruchtbaarheid van de, de populatie samenstellende individuen, in dier voege, dat naarmate de populatiedichtheid grooter wordt, de vruchtbaarheid afneemt; hetzelfde kan bereikt worden door in proeven, waarin met afzonderlijk geïsoleerde dieren gewerkt wordt, de beschikbare ruimte te verkleinen bij practisch constant houden van alle andere factoren. Op welke wijze deze factor werkt, is nog niet bekend, het vermoeden is gerechtvaardigd, dat de inwerking langs psychischen weg geschiedt. In bovenstaand verband willen wij hier gaarne verwijzen naar de in dit opzicht interessante onderzoeken van Smirnov en Wiclovitch (Z. f. angew. Ent. Bd. 20, 1934), Smirnov en Polejaeff (Z. f. angew. Ent. Bd. 21, 1935), Hofmann (Z. f. angew. Ent. Bd. 20, 1933) en Kirchner (Z. f. angew. Ent. Bd. 25, 1938).

Voûte (20) wijst er zeer terecht op, dat bij de laboratoriumproeven een factor aanwezig is, die in de natuur in

de meeste gevallen *niet* aanwezig is; in de laboratoriumproeven werd het n.l. de dieren onmogelijk gemaakt om desgewenscht bij toename der populatiedichtheid te emigreren. Uit de resultaten, die hij verkreeg bij zijn onderzoek omtrent deze emigratieneiging bij toenemende populatiedichtheid van den rijstklender (*Calandra oryzae* L.) bleek, dat emigratie pas bij een bepaalde populatiedichtheid optrad en voorts, dat naarmate de populatiedichtheid toenam, de migratiedrang verhoogd werd en ook langer nawerkte. Volgens V o ù t e wordt de emigratie veroorzaakt „door een zekere onrust onder de kevers, die ontstaat door de aanwezigheid van een te groot aantal in een te kleine ruimte. Bij het afnemen van het aantal neemt ook de onrust af, zoodat tenslotte de emigratie tot staan komt”.

De emigratie is dus ook hier, evenals in onze menselijke maatschappij, een gevolg van een te groote bevolkingsdichtheid of m.a.w. van overbevolking. Dit stadium van overbevolking, dat ook bij vele insectensoorten in het vrije veld tijdens de massavermeerdering kan optreden, leidt daar o.h.a. de ineenstorting van de massavermeerdering (plaag) in.

Het optreden van den factor „overbevolking” is daarom voor de populatie zoo funest, omdat in dezen factor een complex van factoren (voedselgebrek, schuilplaatsgebrek, verzwakte constitutie, verminderde vermeerderingscapaciteit, versterkt optreden van roofvijanden en plantaardige en dierlijke parasieten) opgesloten ligt, waarvan de samenstellende elementen gelijktijdig inwerken en aldus de populatie binnen zeer korten tijd tot een minimum kunnen reduceeren. Heeft de ineenstorting („Crise”) plaats gehad, dan kan het insect plotseling van een buitengewoon algemeen optredend insect in het volgende jaar (seizoen) tot een zeldzaam insect ge-degradeerd zijn.

Van zijn voortplantingscapaciteit en van de grootte van den weerstand van het reguleerende factorencomplex zal afhangen na hoeveel tijd het insect dan wederom als plaag zal optreden.

Vaak zien we, dat dit proces van geboorte, groei en ondergang van een insectenpopulatie aan een zekere periodiciteit gebonden is, hetgeen het den toegepasten entomoloog gemakkelijk maakt om op het juiste moment zijn maatregelen te treffen om te voorkomen, dat door het optreden van het insect als plaag ernstige schade wordt aangericht.

LITERATUUR.

1. B o d e n h e i m e r F. S. Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur.
 Biol. Zentrbl. 48, 1928.

2. Bodenheimer F. S. Ueber die Voraussage der Generationenzahl von Insekten III.
Zeitschr. f. angew. Ent. 12, 1926.
3. „ Ueber die Grundlagen einer allgemeinen Epidemiologie der Insektenkalamitäten.
Zeitschr. f. angew. Ent. 16, 1930.
4. Chapman R. Animal Ecology, 1931.
5. „ The causes of fluctuations of populations of Insects.
Proc. Haw. Ent. Soc. Vol. VIII, no. 2, blz. 279. 1933.
6. Eidmann H. Zur Kenntniss der Periodizität der Insektenepidemien.
Zeitschr. angew. Ent. Bd. XVIII, H. 3, blz. 537.
7. „ Zur Theorie der Bevölkerungsbewegung der Insekten.
Anz. f. Schäd. kunde, XIII. H 3/4.
8. „ Die Populationsbewegung der Insekten.
Verh. d. Deutsche Zool. Ges. 1937, blz. 315.
9. Flanders S. F. Effect of Host Density on parasitism.
Journ. Ec. Ent. 28, 1935, blz. 898.
10. Fluiters H. J. de. Het probleem der insectenplagen.
Landbouwk. Tijdschr. Jaarg. 45, No. 550, 1933.
11. „ Over den invloed van het voedsel op insecten.
Verslag v. d. 16de Verg. v. Proefst. Personeel. Oct. 1936. blz. 153.
12. Gause G. F. Ueber einige quantitative Beziehungen in der Insektenepidemiologie.
Zeitschr. f. angew. Ent. 20, 1934. blz. 619.
13. Holdaway F. S. An exp. study of the growth of populations of the flour beetle, *Tribolium confusum* Duval, as affected by atm. moisture.
Ecol. monogr. II, 1932.
14. Pearl R. The biology of the population growth. 1926.
15. Smith H. The rôle of biotic factors in the determination of population densities.
Journ. Ec. Ent. 28, 1935. blz. 873.
16. Thompson W. R. A Contribution to the Study of Biological Control and Parasite Introduction in Continental areas.
Parasitology XX, 1, 1928, blz. 90.
17. Uvarov B. P. Insects and Climate.
Trans. Ent. Soc. London, 79, 1931, blz. 1.
18. Vecht J. van der. De invloed van het klimaat op insectenplagen in Nederl. Indië.
Versl. 15de Verg. Proefst. Pers. Oct. 1935, blz. 142.

19. Voûte A. D. Der Einfluss der Temperatur auf die Vermehrung der Insekten.
Hand. 7de Ned. Ind. Natuurw. Congres, 1936, blz. 472.
 20. „ Bevolkingsproblemen II. Emigratie van *Calandra oryzae* L.
Natuurk. Tijdschr. v. Nederl. Indië Afl. 8, Deel XCVII. 1937, blz. 210.
 21. Zwölfer W. Studien zur Oekologie, insbesondere zur Bevölkerungslehre der Nonne. *Lymantria monacha* L.
Zeitsch. angew. Ent. Bd.XX. H1. 1933, blz. 1.
-